

УДК 576.

## ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ МИКРОСПОРИДИЙ: ОПИСАНИЕ И ВОПРОСЫ ТЕРМИНОЛОГИИ

© И. В. Исси

Приведен анализ структуры паразитарных систем, образуемых микроспоридиями с разными жизненными циклами: *Vairimorpha mesnili* из капустной белянки *Pieris brassicae* (Lepidoptera), представителей рода *Amblyospora* из кровососущих комаров рода *Aedes* (Diptera), видов рода *Metchnikovella* из грегаринов (Gregarinida), паразитирующих в кишечном тракте Polychaeta. Рассмотрены терминологические проблемы, возникающие при описании паразитарных систем, образуемых паразитическими протистами.

Изучение взаимоотношений популяции конкретного паразита с популяциями животных-хозяев имеет важное теоретическое и практическое значение, так как дает наиболее полное представление о роли этого паразита в биоценозе и о его циркуляции между разными видами хозяев. Отталкиваясь от определения паразитарной системы, предложенного Беклемишевым (1956), как совокупности популяционных систем животных-хозяев, объединенных популяционной системой их паразита на основе устойчивых паразито-хозяинных взаимоотношений, мы в этой работе предприняли попытку описания нескольких типов паразитарных систем одних из древнейших паразитов — микроспоридий.

Представления о паразитарных системах микроспоридий еще не сформированы. Длительное время основное внимание исследователей было обращено на организменный и клеточный уровни паразито-хозяинных взаимоотношений. В настоящее время наиболее интенсивно исследуются субклеточные процессы, протекающие в инвазированной клетке хозяина. Популяционному и биоценотическому уровням исследований практически не уделяют внимания. Однако практические задачи, учитывая ветеринарное и все возрастающее медицинское значение этих паразитов, требуют четкого знания реальной структуры паразитарной системы каждого конкретного изучаемого вида микроспоридий. Кроме того, эти системы представляют собой несомненный теоретический интерес, ибо их формируют одни из самых древних и специализированных внутриклеточных паразитов, к тому же, возможно, являющихся единственными эукариотами, освоившими в качестве хозяев представителей почти всех типов животных.

Необходимо упомянуть также и о том, что микроспоридии признаны перспективными для использования в биологической борьбе с вредными видами насекомых и трематодами. Знание всего «списка» видов животных-хозяев, составляющих паразитарную систему, а также факторов, влияющих на взаимоотношения входящих в систему видов, может помочь в расшифровке ситуаций, возникающих после экспериментального внесения в природу спор паразитов. Не менее важна расшифровка состава паразитарных систем микроспоридий, вызывающих эпизоотии у хозяйственно полезных животных (пушные звери, рыбы, насекомые) или заболевания при иммунодефиците у человека. Ведь до сих пор остаются не выявленными источники заражения человека микроспоридиями, вызывающими оппортунистические заболевания при СПИДе.

Учитывая то, что паразитарные системы изучаются в разных отраслях биологической науки (медицинская и ветеринарная паразитология, энтомология, биологический

метод борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства), переход к исследованиям на биоценотическом уровне делает необходимым совершенствование терминологии, используемой для описания «структуры» этих систем и складывающихся в них взаимоотношений. Поэтому второй задачей настоящей работы была оценка приемлемости уже существующих терминов, которые используются при описании паразитарных систем многоклеточных паразитов, для характеристики систем, организуемых внутриклеточными паразитическими прогистами.

#### КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОСПОРИДИЙ

Тип *Microsporidia* представлен одноклеточными эукариотами, паразитирующими в цитоплазме клеток животных и образующими в конце развития сложно устроенные споры с комплексом органелл (аппаратом экструзии), обеспечивающим активное внедрение паразитов в клетку. О древности этих паразитов говорит их широкое распространение среди представителей практически всех типов царства животных, связь самых примитивных форм с океаническими животными, механический способ проникновения в клетку путем прокола ее мембраны полярной трубкой, отсутствие митохондрий, наличие переносчиков АТФ бактериально-пластидного типа и рибосом прокариотного типа. Расшифровка генома микроспоридий свидетельствует об их эволюционной близости к грибам (Соколова, Исси, 2001; Katinka *et al.*, 2001).

Жизненные циклы этих паразитов чрезвычайно разнообразны. Описаны циклы с половым процессом и без него; с наличием 1, 2 или 3 типов спорогонии, завершающихся образованием спор разного строения и предназначения; с развитием в одном хозяине или со сменой хозяев. Продолжительность прохождения цикла у разных видов варьирует от нескольких суток до 2—3 лет.

Схема типичного для микроспоридий цикла развития включает инвазионную стадию — спороплазму, попадающую в клетку хозяина через канал полярной трубки; пролиферативные стадии — меронты первой и второй мерогонии, интенсивно размножающиеся в цитоплазме клетки бинарным или множественным делением; стадии спорогонии — споронт и споробласт, характеризующиеся перестройкой просто устроенной клетки в спору, и, наконец, спору, представляющую собой живой шприц, инъецирующий спороплазму в клетку хозяина.

Наибольшее число видов микроспоридий описано у членистоногих, главным образом у насекомых и ракообразных. При этом у длительно изучаемых видов выявлено по несколько видов этих паразитов. Предполагается, что по числу существующих в природе видов микроспоридии значительно превосходят насекомых.

Изучение взаимоотношений природных популяций насекомых и микроспоридий показало, что микроспоридии, будучи строго облигатными внутриклеточными паразитами, во многих случаях способны регулировать численность популяций своих хозяев (Исси, Воронина, 1983; Исси, 1997). Их регуляторная роль обеспечивается 2 важными биологическими особенностями. Это, во-первых, сближение оптимумов паразита и хозяина: физиологические реакции паразитов в ответ на изменения состояния организма хозяина очень близки к реакциям животного-хозяина на меняющиеся факторы внешней среды. Следствием сказанного является то, что пусковые механизмы среды, способствующие массовому размножению хозяина, приводят также и к массовому размножению паразитов. Во-вторых, имеет место существенное повышение вирулентности паразита в ответ на развитие в хозяине, популяция которого достигла высокой плотности. Это, в свою очередь, приводит к ускорению гибели хозяев и обеспечивает интенсификацию «горизонтальной» передачи паразитов.

Однако для изучения эпизоотологических и эпидемиологических закономерностей естественных микроспориidioзов, а также для прогнозирования ситуаций при создании экспериментальных очагов микроспориidioза необходима оценка роли паразитов на биоценотическом уровне.

## ПАРАЗИТАРНЫЕ СИСТЕМЫ МИКРОСПОРИДИЙ

В данной работе мы рассматриваем паразитарные системы следующих микроспоридий, различающихся по характеру жизненных циклов: а) *Vairimorpha mesnili* из капустной белянки *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae); б) представителей рода *Amblyospora* из кровососущих комаров рода *Aedes* (Diptera, Culicidae); в) видов рода *Metchnikovella* из грегаринов (Gregarinida), паразитирующих в кишечном тракте многощетинковых червей Polychaeta.

Микроспоридия *V. mesnili* полностью завершает свое развитие в каждом из инвазированных хозяев, что позволяет отнести ее к числу типичных моноксенных паразитов. Микроспоридии рода *Amblyospora* полный цикл развития проходят в двух хозяевах — кровососущих комарах и ракообразных Copepoda и, следовательно, представляют собой диксенные виды. Микроспоридии рода *Metchnikovella* интересны тем, что они являются гиперпаразитами, так как развиваются в других облигатных паразитах — грегаринах.

### ПАРАЗИТАРНАЯ СИСТЕМА МОНОКСЕННОЙ МИКРОСПОРИДИИ *VAIRIMORPHA MESNILI*

Микроспоридии *Nosema mesnili* и *Thelohania mesnili* впервые описаны как паразиты капустной белянки *P. brassicae* на юге Франции (Paillot, 1918). Через несколько лет тот же автор установил, что массовое заражение гусениц капустной белянки вторым видом микроспоридий (*Th. mesnili*), как правило, наблюдается одновременно с заражением их браконидом *Apanteles glomeratus* (Hymenoptera) (Paillot, 1924). Основываясь на том, что образование спор *Th. mesnili* совпадает с заражением хозяина апантелесом, а сами споры при пероральном введении не заражают гусениц белянки, Пайо предположил, что этот вид передается от особи к особи энтомофагами. Позднее исследователи, длительно работавшие с микроспоридиями капустной белянки, пришли к выводу, что Пайо в качестве самостоятельных видов описал стадии двух спорогоний одного вида микроспоридий. На этом основании они перевели его из рода *Nosema* в род *Vairimorpha*, широко распространенный среди чешуекрылых (Соколова, Исси, 1997). Образование одиночных спор происходит по типичному для позем цикла развития, в котором все последовательные стадии (спороплазма, меронт, споронт, споробласт и спора) имеют диплокариотический ядерный аппарат. Для всех стадий второй спорогонии характерны одиночные ядра и октоспоры, которые по 8 заключены в спорофорный пузырек (рис. 1).

Наблюдения, проводившиеся в 1961—1985 гг., за эпизоотиями, вызываемыми этой микроспоридией в природных популяциях капустной белянки на северо-западе европейской части России, а также данные многочисленных лабораторных экспериментов позволили составить достаточно полное представление о ее паразитарной системе (Исси, 1980; Исси, Воронина, 1983).

Основным хозяином микроспоридии в регионе наблюдений служит капустная белянка (в Японии, на Гавайях, в Новой Зеландии роль основного хозяина переходит к репной белянке *P. rapae*). При одновременном развитии в гусеницах и куколках белянки перепончатокрылых энтомофагов и микроспоридии последняя также заражает: паразита гусениц — *A. glomeratus* (Braconidae), паразита апантелеса — *Dibrachis cavus* и паразита куколок — *Pteromalus puparum* (Pteromalidae). В каждом хозяине микроспоридия проходит полный цикл развития (от споры до споры), причем развитие паразитов как в пределах одной клетки, так и в разных клетках хозяина не синхронизировано. Одновременно можно встретить и меронты, и зрелые споры паразита. Основной путь распространения микроспоридий — пероральный в результате поедания корма, загрязненного спорами паразита. В случае трансвариальной передачи спороплазма вводится в созревающее яйцо насекомого спорой, развившейся в клетках эпителия яичников. Развитие микроспоридии в каждом насекомом-хозяине (и фитофаге, и энтомофаге) протекает одинаковым образом. Так что, несмотря на

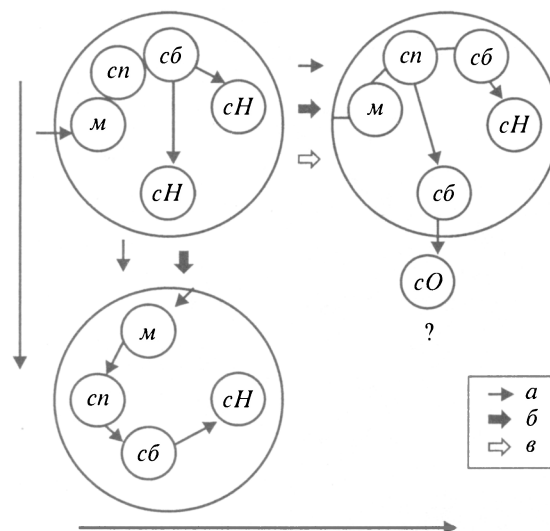


Рис. 1. Схема моноксенного жизненного цикла микроспоридии *Vairimorpha mesnili*. м — меронт; сп — споронт; сб — споробласт; сН — спора ноземного типа; сО — октоспора; а — передача микроспоридий паразитами; б — пероральный путь передачи; в — трансвариальный; длинные тонкие стрелки — «вертикальная» передача микроспоридий.

Fig. 1. Scheme of the monoxenous life cycle of the microsporidian *Vairimorpha mesnili*.

сложные взаимоотношения насекомых-хозяев между собой (хозяин, паразиты, гиперпаразит), всех их можно считать параксенными хозяевами этой микроспоридии (рис. 2).

В отличие от других представителей рода *Vairimorpha*, *V. mesnili* образует 2-й тип спор не ежегодно (при понижении температуры), а только на пике массовой эпизоотии, то есть в среднем один раз в 4—8 лет. Так как именно на пике массового размножения насекомого-хозяина наблюдается наиболее сильное заражение его популяции перепончатокрылыми, появление октоспор во времени совпадает с массовым заражением апантелесом, что и послужило причиной ошибочного вывода Пайо (Pailot, 1924).

Еще одна интересная особенность развития этой микроспоридии заключается в том, что на Северо-Западе России 2-й тип спор (октоспоры) образуется только в капустной белянке. В эксперименте ими не удалось заразить ни одного из названных нами насекомых-хозяев. Это говорит как о неравноценности для микроспоридии параксенных хозяев, так и о «загадочности» предназначения октоспор. Возможно, что октоспоры были необходимы для заражения какого-то дополнительного хозяина, который либо исчез в процессе эволюции, либо его ареал перестал совпадать с ареалом основного хозяина. Однако возможно и другое объяснение. Не исключено, что мы наблюдаем характерную для типичных нозем редукцию гаплоидной части жизненного цикла.

Экспериментально показано, что «горизонтальная» передача микроспоридии осуществляется перорально и паразитами. Первый способ передачи наиболее распространен у ведущих групповой образ жизни гусениц младших возрастов, легко заражающихся спорами, которые выделяются больными особями при малейшем раздражении со слюной уже через несколько дней после заражения. Гусеницы старших возрастов расползаются по разным растениям, и вероятность их заражения друг от друга уменьшается. Значительную роль пероральная передача играет и при псевдотрансвариальной передаче, когда выходящая из яйца гусеница прогрызает загрязненный спорами хорион. Паразитарный способ передачи осуществляется в результате последователь-

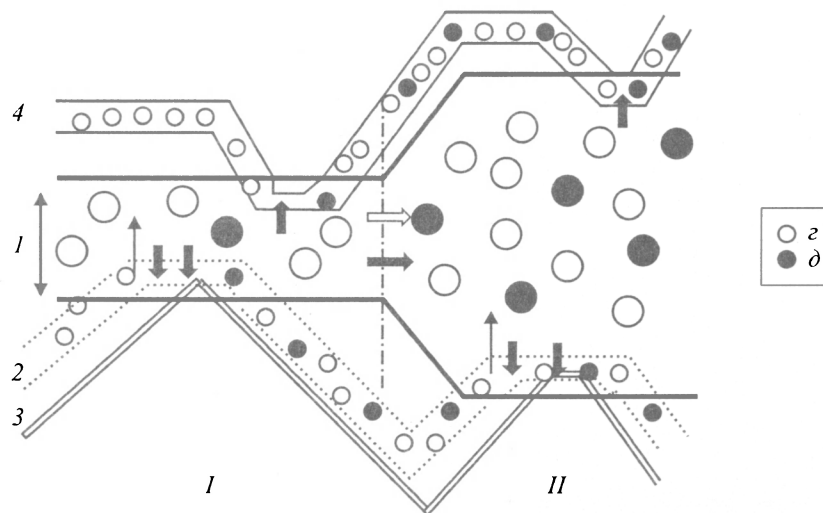


Рис. 2. Паразитарная система моноксенной микроспоридии *Vairimorpha mesnili*.  
1—3 — популяции паразитных хозяев: 1 — *Pieris brassicae*, 2 — *Apanteles glomatus*, 3 — *Dibrachis cavius*, 4 — *Pteromalus puparum*; I, II — 2 последовательных поколения насекомых-хозяев; z — незараженные особи; d — зараженные особи.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Parasitic system of the microsporidian *Vairimorpha mesnili*.

ных проколов самками апантелеса кутикулы больных и здоровых гусениц или же при откладке в них яиц зараженными самками паразита. При «горизонтальной» передаче пероральным путем споры микроспоридий могут какое-то время находиться во внешней среде.

«Вертикальная» передача микроспоридий происходит либо трансовариальным путем, либо с участием паразитов или гиперпаразитов. Следующему поколению насекомых-хозяев микроспоридии передаются при трансовариальной передаче спороплазмой, введенной в развивающееся яйцо спорами, находящимися в половых путях самки, или же спорами, попадающими в новых хозяев вместе с откладываемыми в них яйцами энтомофагов. Эти два способа характеризуют передачу спор непосредственно от организма организму. Однако при сильном заражении микроспоридиями первого поколения белянки какая-то часть зараженных гусениц доживает, не окукливаясь, до выхода из яиц гусениц второго поколения, после чего погибает и служит еще одним источником их заражения. Таким образом, и при «горизонтальной», и при «вертикальной» передаче микроспоридий для их спор характерно лишь кратковременное пребывание во внешней среде.

При низкой плотности популяции насекомого-хозяина преобладает трансовариальная передача слабовирулентных форм микроспоридий. С нарастанием численности хозяина и увеличением плотности его популяции начинает доминировать пероральная передача. В этом случае преимущество получают высоковирулентные формы, вызывающие быструю гибель насекомых. Усиление вирулентности микроспоридии *V. mesnili* имеет следствием заражение еще двух видов белянок — репной (*P. rapae*) и горчичной (*P. daplidicae*), на которых так же, как и на капустной белянке, паразитирует апантелес.

Таким образом, паразитарная система микроспоридии *V. mesnili* охватывает в наших условиях популяции 6 видов насекомых — паразитных хозяев, из которых 3 относятся к свободно живущим чешуекрылым насекомым (Lepidoptera), а 3 других — к паразитирующим на всех них перепончатокрылым Hymenoptera.

## ПАЗАРИТАРНАЯ СИСТЕМА ДИКСЕННЫХ МИКРОСПОРИДИЙ РОДА *AMBLYOSPORA*

Микроспоридии рода *Amblyospora* паразитируют в кровососущих двукрылых насекомых, главным образом в комарах рода *Aedes*, многие из которых относятся к моновольтинным ранневесенним видам. Полный цикл развития этих микроспоридий протекает с участием двух видов хозяев, относящихся к двум классам типа *Arthropoda* — насекомых *Insecta* и ракообразных *Crustacea*. Виды рода *Amblyospora* — одни из немногих микроспоридий, жизненный цикл которых характеризуется наличием полового процесса, протекающего путем плазмогамии — слияния цитоплазмы двух одноядерных клеток (поздних меронтов) с образованием диплокариона, и 3 разных спороний, завершающихся образованием 3 типов спор (Hazard e. a., 1985) (рис. 3).

2 типа спор образуются в комарах. Одиночные споры ноземного типа с диплокариотическим ядерным аппаратом формируются в половых путях взрослых самок. Мейоспоры (октоспоры с одиночными ядрами), заключенные по 8 в спорофорный пузырек, — в жировом теле личинок самцов комаров. 3-й тип спор — тонкостенные тетраспоры удлинненно-грушевидной формы с одиночными ядрами, заключенные в спорофорный пузырек, появляются только в дополнительных хозяевах — циклопах.

Спорами ноземного типа осуществляется постоянная трансвариальная передача паразитов в популяции комаров. Октоспоры, образующиеся в огромных количествах в жировом теле личинок самцов последнего возраста, остаются после гибели хозяина в водоеме, пока не попадут в дополнительного хозяина, развитие которого обычно не совпадает с развитием личинок комаров, а происходит значительно позже. Из-за несовпадения сроков развития основного и дополнительного хозяев для большинства видов амблиоспор дополнительный хозяин не установлен.

Спорами, образовавшимися в циклопах, заражаются (теперь уже весной следующего года) личинки комаров младших возрастов. В этих личинках у микроспоридий в конце мерогонии осуществляется половой процесс, во время которого цитоплазма двух одноядерных клеток сливается, а их ядра сближаются и, тесно прилегая друг к другу, образуют диплокарион. Диплокариотические стадии во взрослых самках развиваются в споры трансвариальной передачи, имеющие крупные ядра и короткие, относительно толстые полярные трубки. В потомстве этих самок (опять на следующий год) снова образуется 2 типа спор. Полный цикл развития у разных видов микроспоридий рода *Amblyospora* реализуется в результате заражения одного поколения циклопов и одного или двух поколений основного хозяина — комара. Следовательно, цикл развития в одном случае включает двух членов паразитарной системы (основного и дополнительного хозяев), и его можно назвать *дискснным двучленным*, а в другом — условно 3 членов (2 поколения основного и дополнительный хозяин), что позволяет его назвать *дискснным трехчленным*.

В данной паразитарной системе как у основного, так и у дополнительного хозяина не выявлена «горизонтальная» передача микроспоридий от особи к особи. «Вертикальная» передача осуществляется частично зараженными самками, частично (при условии четкого чередования развития паразитов в разных видах хозяев) — личинками самцов основного хозяина и особями дополнительного хозяина.

К числу своеобразных особенностей паразитарных систем амблиоспор следует отнести то, что их функционирование не прекращается при разрыве ареалов основного и дополнительного хозяев. Популяция паразитов продолжает удерживаться в популяции основного хозяина благодаря наличию трансвариальной передачи. Поэтому паразитарные системы тех видов амблиоспор, которые могут сохраняться в популяции своего хозяина благодаря только трансвариальному пути передачи, можно назвать *факультативными дискснными системами* (термин предложен А. И. Грановичем).

В настоящее время нет убедительных доказательств того, что дополнительными хозяевами отдельных видов рода *Amblyospora* по всему ареалу основных хозяев (комаров) являются одни и те же виды циклопов. Нельзя исключить, что при очень широком ареале основного хозяина в разных регионах дополнительные хозяева,

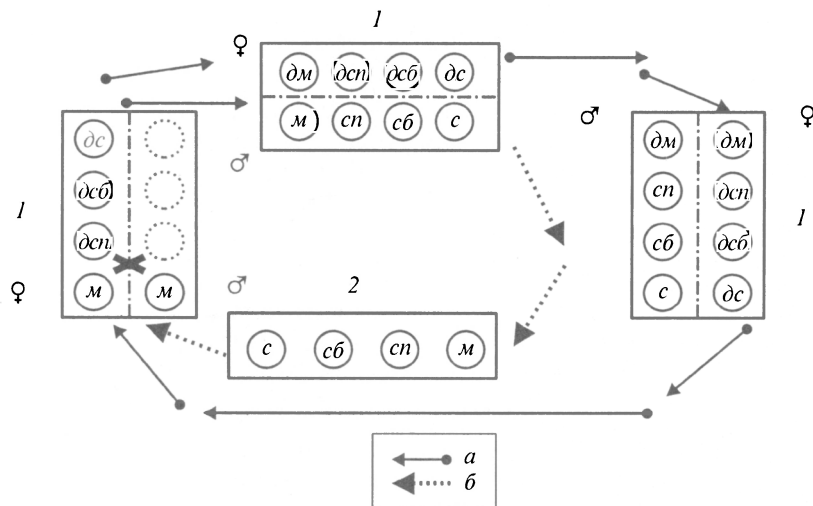


Рис. 3. Схема диксенного жизненного цикла микроспоридий *Amblyospora* sp. в особях комара (1) и в особи циклопа (2).

$\partial m$ ,  $\partial c$ ,  $\partial cb$ ,  $\partial cn$  — диплокариотические стадии жизненного цикла;  $c$  — спора; темный крест — половой процесс;  $a$  — циркуляция микроспоридий только через комаров;  $b$  — участие циклопов в циркуляции микроспоридий.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Scheme of the dixenous life cycle of the microsporidian *Amblyospora* sp in a mosquito (1) and cyclops (2).

используемые одним и тем же видом микроспоридий, могут принадлежать к разным видам. Если учесть также и то, что для некоторых видов микроспоридий в качестве хозяев известно два или три вида комаров, это еще более увеличивает возможность вовлечения в паразитарную систему новых дополнительных хозяев. Однако в настоящий момент наиболее распространено мнение о том, что эти микроспоридии комаров узкоспецифичны в отношении как основного, так и дополнительного хозяев. Поэтому паразитарную систему микроспоридий рода *Amblyospora* можно представить как состоящую из популяций одного вида основного хозяина (комара) и одного вида дополнительного хозяина (циклопа) (рис. 4).

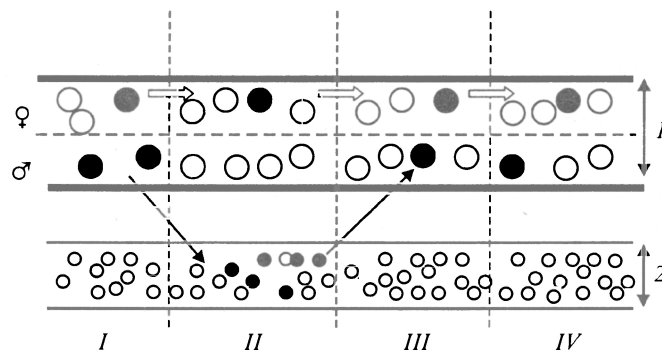


Рис. 4. Паразитарная система диксенной микроспоридии *Amblyospora* sp.

Популяции метаксенных хозяев: 1 — комара, 2 — циклопа; I—IV — поколения.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1, 2.

Fig. 4. Parasitic system of the microsporidian *Amblyospora* sp. Populations in metaxenous hosts: 1 — mosquito, 2 — cyclops; I—IV — generations.

## ПАРАЗИТАРНАЯ СИСТЕМА МИКРОСПОРИДИЙ РОДА *METCHNIKOVELLA*

Микроспоридии рода *Metchnikovella* паразитируют в других паразитических одноклеточных организмах — грегаринах. Можно предположить, что именно развитие в других протистах определяет такую биологическую особенность этих микроспоридий, как очень короткие жизненные циклы, благодаря которым они успевают завершить развитие в одноклеточном хозяине. Все стадии имеют одиночные ядра. Завершается развитие двумя типами спорогонии с образованием в конце каждой мелких сферических спор с короткими полярными трубками. Споры, образующиеся в большом числе из многоядерного плазмодия, заключены в тонкостенную вакуоль, а споры, развившиеся из плазмодия с небольшим числом ядер, — в толстостенную удлиненно-овальную цисту (Vivier, 1975) (рис. 5).

Данные, накопленные к настоящему времени, говорят в пользу узкой специфичности этих микроспоридий. Их полный цикл осуществляется в одном хозяине, что позволяет рассматривать их как моноксенных паразитов (рис. 6). Для нас самым интересным фактом в этой паразитарной системе было то, что обязательным условием ее существования и нормального функционирования является формирование и функционирование другой паразитарной системы — системы, образованной популяцией грегарин (паразитов) и популяцией полихет (или сипункулид) — хозяев этих грегарин.

### Вопросы терминологии

Вторая цель нашей работы — оценка возможности использования общепаразитологической терминологии (Добровольский и др., 1994; Гранович, 1996, 1999), для описания паразитарных систем микроспоридий на биоценотическом уровне.

Постановка вопроса была вызвана тремя причинами. Во-первых, мы посчитали необходимым определить пределы «универсальности» терминов, предложенных для описания паразитарных систем, ядро которых составляют многоклеточные организмы со сложными циклами развития (в частности, трематоды и цестоды), и оценить возможность их использования для характеристики паразитарных систем, образуемых

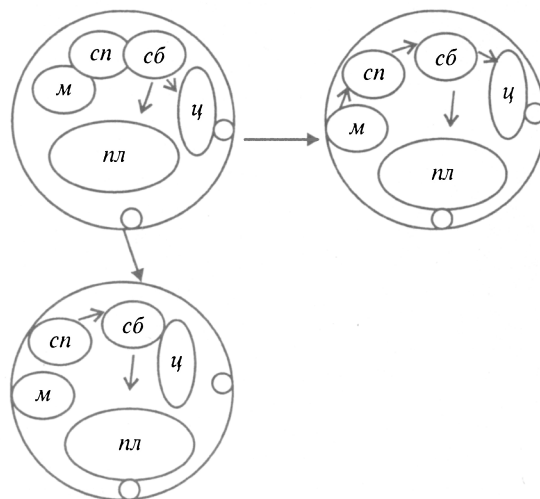


Рис. 5. Схема моноксенного цикла развития микроспоридии *Metchnikovella* sp. в грегаринах.  
пл — многоядерный плазмодий, ц — циста; по вертикали расположены 2 особи хозяина (грегарины)  
в одном гиперхозяине (полихете), по горизонтали — в разных особях гиперхозяина.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1, 3.

Fig. 5. Scheme of the monoxenous life cycle of the microsporidian *Metchnikovella* sp. in gregarines.



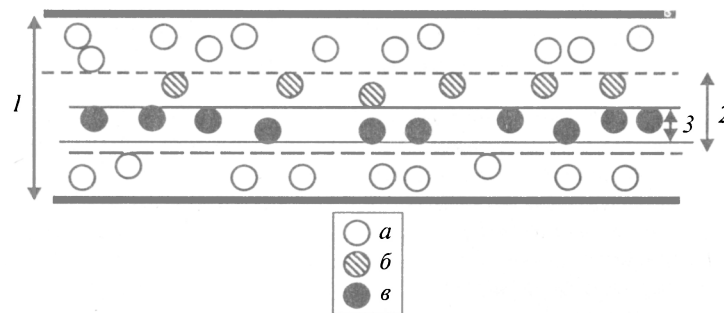


Рис. 6. Гиперпаразитарная система моноксенной микроспоридии *Metchnikovella* sp.

1 — популяция гиперхозяина (полихеты); 2 — популяция облигатного паразита полихеты (грегарины) — хозяина микроспоридий; 3 — популяция гиперпаразита; а — незараженные полихеты; б — полихеты, инвазированные грегаринами; в — полихеты, инвазированные грегаринами, которые, в свою очередь, заражены микроспоридиями.

Fig. 6. The hyperparasitic system of the microsporidian *Metchnikovella* sp.

внутриклеточными паразитическими протистами (в нашем конкретном случае микроспоридиями).

Во-вторых, мы столкнулись с тем, что самый базовый из рассматриваемых терминов «паразитарная система» не охватывает полностью описываемого на биоценологическом уровне явления и невольно играет роль «прокрустово ложа», отсекая какие-то его стороны, что уже ранее очень подробно было обсуждено Добровольским и др. (1994).

В-третьих, термины, используемые для обозначения тех или иных явлений или процессов, характеризующих паразито-хозяинные взаимоотношения на популяционном и биоценологическом уровнях, в разных дисциплинах биологии существенно различаются. Это обстоятельство требует специального анализа встречающегося в литературе терминологического аппарата.

Первая проблема была связана с необходимостью дать обозначение совокупности внутриклеточных паразитов, развивающихся в конкретной особи хозяина. Анализируя известные нам данные, мы пришли к выводу, что такие группировки микроспоридий не равноценны между собой и их трудно обозначить одним термином.

Для большинства микроспоридий характерна инвазия с множественными первичными очагами и одновременным наличием в каждой заселяемой клетке всех стадий развития от продолжающих делиться меронтов до созревающих и зрелых спор. Только при полном исчерпании энергетических ресурсов зараженной клетки, ткани или органа животного-хозяина паразиты полностью переходят к спорогонии. Группировки подобного рода, очевидно, следует называть *локальными популяциями*.

Термин Беклемишева (1956) *микрораспространение* (независимая популяция в микробиотопе, например в особи насекомого, способная к воспроизводству, пока этот микробиотоп существует), по нашему мнению, мог бы быть использован в отношении микроспоридий, способных к аутоинвазии и вызывающих при завершении длительно текущего заболевания генерализованную инвазию.

Однако у диксенных микроспоридий, с 3 разными типами спорогонии, существует четкая связь каждого из спорогональных этапов развития, завершающихся образованием морфологически и функционально различных спор, с паразитированием в определенном хозяине. Образование тетраспор, предназначенных для заражения личинок комаров, происходит в циклопах; октоспор, заражающих циклопов, — в личинках самцов комаров; одиночных спор, передающих паразитов потомству, — во взрослых самках этих насекомых. В этом случае прослеживается аналогия с *фазовыми группами* популяции у трематод. Поэтому у микроспоридий со сложными циклами развития мы считаем возможным выделить *группы спорогонального этапа*, каждая из которых, имея свои морфофункциональные и экологические характеристики, представлена

стадиями от спороплазмы до споры одного из спорогональных этапов, проходящих в конкретном хозяине. В таком случае в отношении микроспоридий со сложными циклами развития можно говорить не о *фазовой структуре* их популяции, а о *спорогональной структуре*, когда полный жизненный цикл включает несколько различных спорогоний.

Если существующее определение *гемипопуляции* — «группа особей одного вида, находящихся на одной фазе жизненного цикла», предложенное Беклемишевым (1960), дополнить словами «или на одном спорогональном этапе», то в этом случае популяцию микроспоридий в каждом из перечисленных нами хозяев можно назвать *микрогомипопуляцией*. Последняя, по Беклемишеву (1959), это «особый тип локальной гемипопуляции некоторых паразитов со сложным циклом развития, отличающийся своей способностью саморепродукции в особи хозяина».

Нам кажется интересным то обстоятельство, что большинство терминов, предложенных для описания паразитарных систем многоклеточных паразитов со сложными циклами развития, находит свои аналогии и может быть использовано при описании паразитарных систем диксенных узкоспецифичных микроспоридий, но с их помощью трудно охарактеризовать паразитарные системы, образуемые моноксенными широко-специфичными формами.

Необходимость расширения понятия термина *паразитарная система* (при его использовании на биоценотическом уровне) мы почувствовали впервые при описании системы, где микроспоридии выступают в роли гиперпаразитов, а их хозяева представляют собой облигатных паразитов (грегарины, миксоспоридии, паразитические инфузории, трематоды, ленточные черви, паразитические насекомые) других многоклеточных животных.

Хозяева этих облигатных паразитов, по определению Беклемишева, в паразитарную систему самих микроспоридий не входят, так как микроспоридии в них не паразитируют. В то же время такие особенности биологии, как миграция, расселение, выбор оптимумов развития, существенные и для облигатных паразитов, и для гиперпаразитов, целиком возложены на их основного хозяина. То есть «оторвать» этого «нехозяина» от паразитарной системы микроспоридии практически невозможно, особенно если мы рассматриваем процессы циркуляции паразитов в биоценозах.

Необходимо принимать во внимание и то, что под влиянием заражения микроспоридиями, паразитирующими на энергетических системах клеток, по сути дела, такого же облигатного паразита, как они сами, у последнего существенно изменяется обмен веществ, который на первых этапах развития гиперпаразитов, как правило, заметно интенсифицируется. Увеличение энергетических потребностей паразита (хозяина микроспоридий) вследствие заражения гиперпаразитами не может не сказываться на его хозяине. Таким образом, хозяин «хозяина микроспоридии» превращается в «Боливара, который должен вынести двоих», то есть он становится истинным *гиперхозяином* микроспоридии, выступающей в роли его гиперпаразита. Использование в литературе термина «*super-host*» при описании паразитарных систем, в которых присутствует гиперпаразит, по нашему мнению, не очень удачно.

Кроме того, паразитарная система микроспоридии-гиперпаразита (и других гиперпаразитов любой природы) может возникнуть только при условии образования паразитарной системы ее хозяина. Поэтому паразитарную систему паразита — хозяина микроспоридии можно назвать *первичной*, а самой микроспоридии (и любого другого гиперпаразита) — *вторичной*. Вместе же они образуют *гиперпаразитарную систему* (рис. 6). Под термином «*гиперпаразитарная система*» мы понимаем форму сосуществования двух паразитарных систем, объединенных популяцией вида, представляющего собой паразита в одной и хозяина в другой паразитарной системе.

По нашему мнению, *гиперпаразитарная система* вполне может рассматриваться как частный случай паразитарной системы, представляя собой явление того же популяционного уровня.

В защите сельскохозяйственных растений большое внимание уделяется системам, образуемым кормовым растением, насекомым-фитофагом и насекомым-энтомофагом.

В этих системах в первую очередь рассматриваются трофические связи всех трех организмов, вследствие чего они получили название *триотрофов*. Если с таких позиций оценивать гиперпаразитарную систему, то она также представляет собой типичный *триотроф*.

К гиперпаразитарной системе, по нашему мнению, нельзя отнести паразитарную систему микроспоридии *Vairimorpha mesnili*, развивающейся в паразитах и в гиперпаразите капустной белянки. так как в этом случае основным хозяином является один вид насекомого.

Прежде чем перейти к обсуждению других случаев, когда при описании паразитарных систем микроспоридий на биоценотическом уровне мы почувствовали жесткость рамок термина Беклемишева, имеет смысл вернуться к определению паразитарной системы, предложенному другими авторами, встретившимися с теми же проблемами.

В обстоятельной работе Добровольского и др. (1994) предпринята попытка существенно расширить термин, предложенный В. Н. Беклемишевым: «Эта организованная популяцией паразита система ...включает в себя кроме популяций хозяев и другие виды животных и растений, а также любые системы и любые объекты, экологически связанные с популяциями паразита и его хозяев» (с. 38). При этом авторы специально оговариваются, что необходим новый специальный термин (Добровольский и др., 1994).

Как и в других подобных случаях, возникает этическая проблема: что корректнее и правильнее — расширять, то есть изменять, содержание ранее предложенного термина или вводить новый, более полно и более точно описывающий изучаемое явление?

До ответа на этот вопрос мы рассмотрим другие паразитарные системы микроспоридий, особенности структуры которых способны пояснить, почему этот вопрос вообще возникает, когда рассматриваются связи паразитов с другими (кроме хозяев) животными на биоценотическом уровне. Мы хотим обратить внимание на тех животных, которые, не будучи хозяевами микроспоридий, постоянно участвуют в процессах элиминации и/или распространения последних или способствуют заражению хозяина микроспоридиями как их накопители (резерваторы) или их переносчики.

Так, например, очень интересными, на наш взгляд, являются данные по экспериментальному заражению рыб микроспоридиями. Девятииглые колюшки *Pungitius pungitius*, содержащиеся в аквариуме, в воду которого добавляли взвесь спор микроспоридии *Glugea anomala*, как правило, не заражались паразитами. После помещения в аквариум дафний, которые сами микроспоридиями не заражаются, но накапливают в своем фильтровальном аппарате споры, произошло успешное заражение рыб, питавшихся этими дафниями (Воронин, 1983) (рис. 7). Не исключено, что количество спор, накопленных дафнией, представляло собой дозу, необходимую для успешной инвазии колюшки. В этом случае успешное заражение рыб микроспоридиями было обеспечено дафниями. Таким образом, образование паразитарной системы в какой-то мере зависело от вида, не входящего, по определению Беклемишева, в эту систему.

Не менее важную роль в сохранении паразитарных систем микроспоридий играют виды животных, способствующие их распространению по ареалу хозяина. Так, например, некоторые паразитические и хищные насекомые, а также насекомоядные птицы способствуют переносу паразитов от одной изолированной популяции насекомого-хозяина к другой (рис. 8). Немецкий исследователь Цвельфер (Zwölfer, 1927) ссылается на работу, экспериментально подтвердившую, что споры микроспоридий проходят по кишечнику насекомоядных птиц, не теряя своей инвазионности, и могут служить источником заражения новых локальных популяций своего специфичного хозяина.

Изменения в окраске покровов у инвазированных микроспоридиями водных форм насекомых и ракообразных часто приводят к избирательному выеданию их хищными насекомыми или рыбами. Так, например, зараженные микроспоридиями дафнии имеют белую окраску тела, делающую их более заметными по сравнению с полупрозрачными здоровыми особями, и в первую очередь поедаются рыбами. В результате в водоемах с богатой ихтиофауной заражение дафний обычно бывает единичным, а при отсутствии рыб достигает 18 % и более (Воронин, 1991).

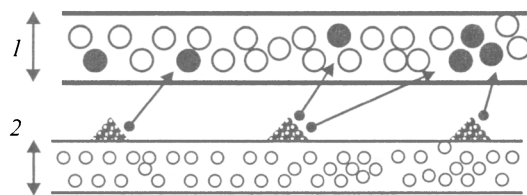


Рис. 7. Эпипаразитарная система *Glugea anomala* с участием дафний как накопителей (резервуаров) инвазионной дозы спор.

1 — популяция колюшки; 2 — популяция дафний; треугольники — инвазионная доза спор, накопленная дафниями.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 7. The epiparasitic system of *Glugea anomala* with a participation of the water fleas as accumulators (reservoirs) of an invasion dose of spores.

Изменение поведения инвазированных микроспоридиями насекомых также провоцирует хищников на нападение. Личинки кровососущих комаров, теряющие при заражении микроспоридиями способность к быстрому погружению под воду, первыми выедаются личинками стрекоз и других хищных насекомых. Больные микроспоридиозом бабочки капустной белянки начинают откладывать яйца не на нижнюю сторону листьев растений, а на верхнюю, что делает их легко заметными для насекомоядных птиц.

К сожалению, экспериментальных работ по выяснению судьбы спор, заглоченных этими хищниками, не проводилось, поэтому пока мы можем говорить только о потенциальной элиминации, а не о распространении микроспоридий. Однако и распространение паразитов, и их элиминация — процессы, играющие положительную или отрицательную роль в поддержании устойчивости паразитарных систем, так как в одних случаях они обеспечивают сохранность популяции паразитов, в других — животных-хозяев.

Даже эти немногие примеры показывают, что на биоценотическом уровне в функционировании паразитарных систем микроспоридий большую роль могут играть виды животных, не входящих, по определению Беклемишева, в паразитарную систему. По нашему мнению, популяции таких животных, играющих значительную роль в расселении микроспоридий по ареалу хозяина, в усилении результативности заражения хозяина и даже в элиминации паразитов можно назвать *околопаразитарной (перипаразитарной) системой*.

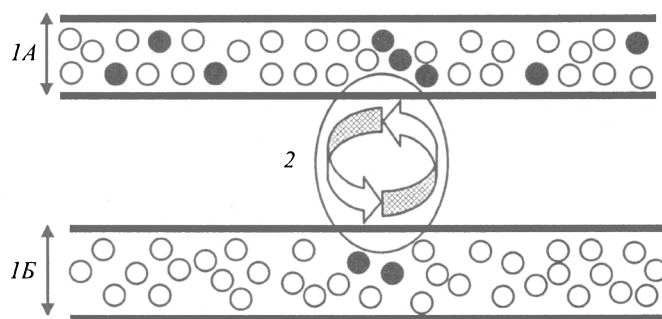


Рис. 8. Эпипаразитарная система микроспоридии *Vairimorpha mesnili* с участием переносчиков — насекомоядных птиц.

1А, 1Б — популяции капустной белянки; 2 — популяция переносчиков.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 8. The epiparasitic system of the microsporidian *Vairimorpha mesnili* with a participation of vectors — insectivorous birds.

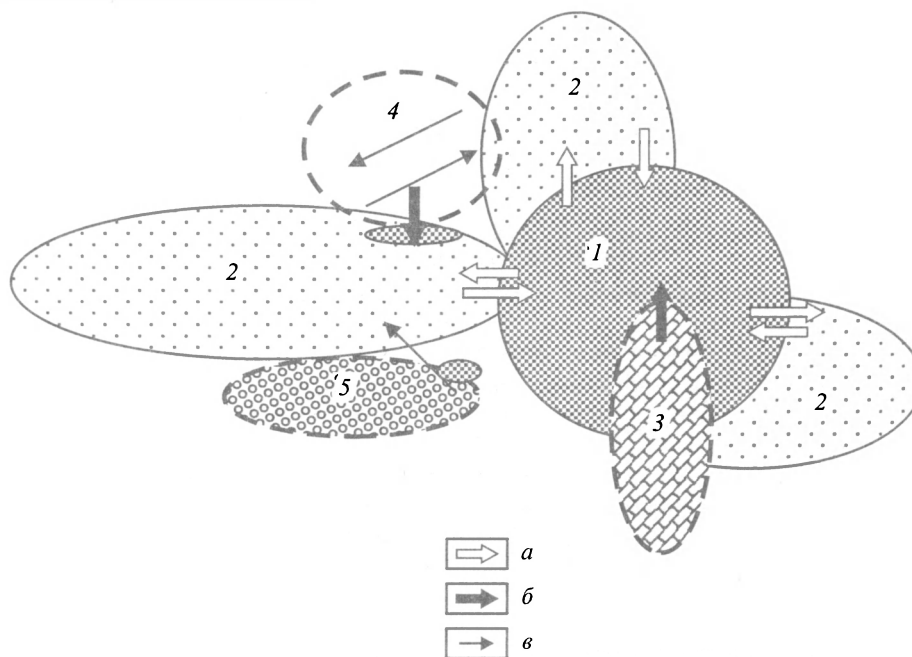


Рис. 9. Суперпаразитарная система микроспоридий.

Сплошными линиями ограничены популяции членов паразитарной системы, пунктиром — членов эпипаразитарной системы; популяции: 1 — паразита, 2 — паразитированных хозяев, 3 — хищника, 4 — переносчика, 5 — накопителя; а — взаимодействие популяций в рамках паразитарной системы; б — одностороннее воздействие на паразитарную систему; в — передача паразитов с участием переносчиков и накопителей.

Fig. 9. The superparasitic system of microsporidians.

Возвращаясь к термину Беклемишева, следует отметить, что он был предложен автором для описания взаимоотношений паразитов с животными-хозяевами на популяционном уровне. Именно поэтому нельзя было ожидать, чтобы это понятие адекватно отражало сложные взаимодействия популяций паразитов и окружающих их организмов на более высоком, биоценоотическом уровне. Однако термин Беклемишева включает в себя весь тот круг животных, без которых существование паразитарной системы становится невозможным, то есть систему, действительно организованную самим паразитом. Характерной чертой паразитарной системы служит то, что ее члены находятся в постоянном взаимодействии друг с другом, приобретая коадаптации и контрадаптации, направленные на поддержание ее стабильности. Поэтому мы считаем, что термин Беклемишева должен быть сохранен в своем первоначальном четком и конкретном значении, описывающем паразитарную систему на популяционном уровне.

Однако, как показывают многочисленные наблюдения, на биоценоотическом уровне отношения паразитов с животными или другими биотическими факторами, входящими в *околопаразитарную систему* и соответственно не входящими в паразитарную систему (по Беклемишеву), носят совершенно другой характер. Фактически в *околопаразитарной системе* аннулируется организующая роль самого паразита. Его переносчиками в одной части ареала могут быть одни животные, а другой части — другие, или же они могут отсутствовать вообще. То же самое касается организмов, участвующих в элиминации зараженных паразитами особей хозяина или самих паразитов. В *околопаразитарной системе* в отличие от паразитарной существует односторонняя связь — влияние представляющих ее организмов на паразитарную систему и организующего ее паразита и отсутствие прямого влияния паразитарной системы на эти организмы.

Исключения представлены системами триотрофа. Известно, что в многоуровневых системах пищевых связей паразиты играют роль факторов, сохраняющих нижний трофический уровень (Контримавичус, 1982). Особенно ярко это проявляется при эпизоотиях насекомых, перестающих повреждать кормовые растения. В этой системе можно проследить двустороннюю связь: вид и сорт кормового растения хозяина оказывают существенное влияние на развитие микроспоридий, а экстенсивность проявления микроспориоза — на уровень повреждаемости растений. Но это как раз тот случай, который может быть отнесен к гиперпаразитарной системе, то есть частному случаю паразитарной системы — явлению популяционного уровня.

По нашему мнению, на биоценотическом уровне можно говорить о *суперпаразитарных системах*. Такие системы включают «ядро» — паразитарную систему, соответствующую определению Беклемишева и состоящую из совокупности популяций животных-хозяев, объединенных популяцией паразита и находящихся с ней в сложных взаимоотношениях, и периферии — *околопаразитарной системы*, представленной популяциями животных и другими биотическими факторами, односторонне влияющими на отношения популяций, входящих в собственно паразитарную систему (рис. 9).

### Список литературы

- Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. 1956. Вып. 12. С. 1765—1778.
- Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. 1959. Вып. 8. С. 1128—1137.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. 1960. Вып. 65. С. 41—45.
- Воронин В. Н. Микроспоридии рыб: биология и паразито-хозяйные отношения // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1983. С. 144—157.
- Воронин В. Н. Роль паразитов в регуляции численности водных беспозвоночных // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 89—98.
- Гранович А. И. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 4. С. 343—356.
- (Гранович) Granovitch A. I. Parasitic systems and the structure parasite populations // Helgol. Mar. Res. 1999. Vol. 53. P. 9—18.
- Добровольский А. А., Евланов И. А., Шульман С. С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 5—45.
- Исси И. В. Эпизоотология микроспориоза капустной белянки *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae) // Перспективы использования микроорганизмов в защите растений. Тр. ВИЗР. 1980. С. 5—16.
- Исси И. В. Особенности паразито-хозяйных систем «микроспоридия—насекомое» в разных биоценозах // «Экологический мониторинг паразитов». Тез. 2-го съезда Паразитол. о-ва РАН. СПб., 1997. С. 57—58.
- Исси И. В., Воронина Э. Г. Пути использования облигатных паразитов — энтомофторовых грибов и микроспоридий — в интегрированной защите // Биоценологическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов. Тр. ВИЗР. 1983. С. 17—31.
- Соколова Ю. Я., Исси И. В. О роде *Nosema* (Microsporidia) в связи с новыми данными по жизненному циклу *N. mesnili* // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 307—313.
- Контримавичус В. М. Паразитизм и эволюция экосистем // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, вып. 3. С. 291—302.
- Соколова Ю. Я., Исси И. В. Энтомопатогенные простейшие и особенности патогенеза протозойных заболеваний насекомых // Патогены насекомых: структурный и функциональный аспекты / Ред. В. В. Глухов. М.: Круглый год, 2001. С. 76—188.
- Hazard E. J., Fukuda T., Becnel J. Gametogenesis and plasmogamy in certain species of *Microspora* // J. Invertebr. Pathol. 1985. Vol. 46, N 1. P. 63—69.
- Katinka M. D., Duprat S., Cornillot E., Metenler G., Thomarat F., Prensier G., Barbe V., Peyretailade E., Brottier P., Wincker P., Delbac F., Alaoui H., Peyret P., Saurin W., Gouy M., Weissenbach J., Vivares C. P. Genome sequence

- and gene compaction of the eukaryote parasite *Encephalitozoon cuniculi* // *Nature*. 2001. Vol. 414, N 22. P. 450—453.
- Paillot A. Deux microsporidies nouvelles parasites des chenilles de *Pieris brassicae* // *C. R. Soc. Biol.* 1918. T. 81. P. 66—68.
- Paillot A. Sur la transmission des maladies a Microsporidies chez les insectes / *C. R. Soc. Biol.* 1924. T. 90. P. 504—506.
- Vivier E. The microsporidia of the Protozoa // *Protistologica*. 1975. T. 11, fasc. 3. P. 345—361.
- Zwölfer W. Die Pebrine des Schwammspinners (*Porthetria dispar* L.) und Goldafters (*Nigmia phaeorrhoea* Don. = *Euproctis chrysorrhoea* L.), eine neue wirtschaftlich bedeutungsvolle Infektionskrankheit // *Verhandl. Deutsch. Gesellsch. angew. Entomol.* 1927. Bd 4. S. 98—108.
- ВИЗР РАСХН, СПб.—Пушкин-8, 196608
- Поступила 20.06.2002

# MICROSPORIDIAN PARASITIC SYSTEMS: DESCRIPTIONS AND TERMINOLOGY QUESTIONS

I. V. Issi

*Key words:* Microsporidia, parasitory system, life cycles, terminology.

## SUMMARY

Three parasitic systems of Microsporidia are described: the system of monoxenic *Vairimorpha mesnili* with paraxenic hosts presented lepidopteran and hymenopteran species; the system of dixenic *Amblyospora* sp. with metaxenic hosts presented bloodsucking mosquitoes and crustaceans and the system of *Metchnikovella* sp. as parasite of other obligate parasite.

The last case is characterized by very intimate interrelations between hyperparasite (microsporidian species), obligate parasite — host of Microsporidia (gregarine) and hyperhost — host of gregarine (polychaeta). This hyperparasite system is exclusive case of parasitic systems.

Parasitic and hyperparasitic systems reflects a population level of host-parasite interactions. On biocenotic level many other organisms such as predators, vectors and reservators of invasion stages of Microsporidia affect parasitic systems giving a chance to one of the members of the system (to the host or to the parasite). These organisms form epiparasitic system.

In all cases of the parasitic systems there are two-way communications between parasites and their hosts. In systems on biocenotic level — parasitic consortium — members of epiparasitic systems acts on parasitic systems, but members of parasitic systems don't affect epiparasitic systems.